

## INTRODUCCION

El Maíz es el tercer cultivo alimenticio mas importante en el mundo, después del arroz y el trigo y se cultiva en aproximadamente 130 millones de ha, de las cuales mas del 60% se encuentran en países en desarrollo. El incremento anual de la producción de maíz (3%) es menor que el incremento de la demanda mundial (4%), este déficit es mayor en países en desarrollo lo que determina que las importaciones de maíz crezcan a un ritmo de 1.5 millones de tons cada año. El incremento de la producción en nuevas áreas para el cultivo de maíz, significa utilizar suelos marginales con baja fertilidad y expuestos a otros stresses abióticos. Una de las principales causas de la baja fertilidad de los suelos es la acidez que esta relacionada con bajo pH, alta saturación de Al, baja absorción de P, principalmente. Estos suelos estan disponibles tanto en los trópicos húmedos (1500 millones de ha) como en las savanas (300 millones) y podrían ser importantes áreas para producir alimentos el próximo siglo fecha en la que se necesitará de al menos 200 millones de ha adicionales para alimentar al mundo, asumiendo que no se incrementará el consumo per cápita actual.

Para poder utilizar estos suelos se requiere desarrollar tecnología adecuada para estas circunstancias. Una alternativa es modificar las condiciones edáficas del suelo para permitir el crecimiento de cultivos, otra opción es manipular la estructura genética de la planta para conseguir que individuos crezcan favorablemente en las condiciones imperantes de suelo. El CIMMYT, en colaboración con los Programas Nacionales, escogió la segunda alternativa, es decir manipular con la genética de las plantas a fin de desarrollar cultivares (variedades e híbridos) que puedan crecer en condiciones de suelos ácidos y de esta forma contribuir con una solución permanente, ecológicamente limpia y económicamente factible tanto en la generación de la tecnología como para la adopción por parte de los agricultores.

## MECANISMOS DE TOLERANCIA

La toxicidad de Al es el factor limitante mas importante y mas ampliamente distribuido en los suelos ácidos en el mundo (Foy, 1988). En consecuencia, la búsqueda de genotipos tolerantes es un paso previo fundamental para adaptar un cultivo a las condiciones de suelos ácidos. En cebada y trigo se ha encontrado que la adaptación a suelos ácidos y la tolerancia a Al estan estrechamente

<sup>(1)</sup> Trabajo presentado en el IV Congreso Nacional Sociedad Colombiana de Fitomejoramiento y Producción de Cultivos. Chinchiná, Caldas. Mayo 8-10 1995.

<sup>(2)</sup> Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), Apdo. Aéreo 6713, Cali, Colombia.

021464

5600 / N 20

07 NOV 1995

correlacionados (Reid et al., 1969), parece que similar fenómeno ocurre con el maíz. El principal efecto del Al es sobre el sistema radicular de la planta, ya que además de producir un efecto tóxico, se inhibe la absorción de P y agua, en consecuencia, la planta muestra síntomas de deficiencia de P y síntomas de stress por falta de agua. La disminución en el crecimiento del sistema radicular motivado por el Al se puede medir después de algunas horas de provocarse el stress por Al (Horst et al., 1992), existen sin embargo otros indicadores más sensibles de la toxicidad de Al como son la formación de callos en la raíz (Wissemeyer et al., 1987; Schreiner et al., 1994) y la inhibición del flujo neto de  $K^+$  (Cakmak and Horst, 1991; Sasaki et al., 1992). Aunque aun no se conoce el mecanismo fisiológico real de la inhibición del crecimiento radicular como consecuencia de la toxicidad de Al, hay evidencias que la interacción del Al con los constituyentes de la pared celular y la fase externa de la membrana plásmica son los principales responsables de la expresión de la toxicidad de Al (Rengel, 1992; Horst, 1994).

Los mecanismos responsables de la tolerancia de la planta a la toxicidad del Al son aun menos conocidos. Desde que la toxicidad de Al se expresa principalmente en el sistema radicular de la planta, es posible que exista una estrecha relación entre la concentración de Al en el ápice de la raíz y la cantidad de crecimiento radicular (Lluganyi et al., 1994; Rincón y Gonzales, 1992). Desde que los enlaces negativos en el apoplasto de la raíz y el Al que puede resultar libre depende de las cargas negativas en el apoplasto (Kinraide et al., 1992; Grauer and Horst, 1992), los genotipos con baja carga electronegativa deberían ser plantas con mayor tolerancia al Al. Esto está en concordancia con varios reportes que indican que la baja conductividad eléctrica radicular es característica de plantas adaptadas a suelos con alto contenido de Al (Blamey et al., 1990; Buscher et al., 1990). Sin embargo, no solo las propiedades de enlace de la pared celular serían las responsables de la tolerancia a Al, enlaces de la membrana plásmica jugarían también un rol importante, lo que ha sido demostrado con la comparación del potencial zeta de protoplastos aislados de terminaciones radiculares y la tolerancia a Al de diferentes especies (Wagatsuma and Akiba, 1989).

La eliminación del Al a través del sistema radicular toma cada vez mayor importancia. Hace algunos años, Horst et al. (1982) mostró que un mucílago podía proteger el ápice radicular del daño de Al. Recientemente Delhaize et al. (1993) y Basu et al. (1994) demostraron que solamente los ápices radiculares de líneas isogénicas de trigo excretaban ácido málico cuando eran expuestas al Al, mientras que no ocurría igual con líneas isogénicas susceptibles. Hay también evidencia de la exudación de ácido cítrico en líneas de maíz tolerantes a Al (Pellet, et al., en prensa).

Actualmente se están incrementando las evidencias que la toxicidad a Al y la resistencia a Al se pueden expresar a nivel celular (Taylor, 1994). Esto nos posibilitaría desarrollar métodos de screening usando cultivos de células y tejidos, lo que nos permitiría disponer de importantes ayudas para identificar individuos tolerantes a Al tomando como base solo una planta individual o quizá una célula.

Esta metodología nos prepararía el camino para la aplicación de técnicas no convencionales de mejoramiento de plantas para adaptar plantas de maíz a la enorme superficie del planeta con problema de suelos ácidos.

Además del Al, el P es otro elemento importante en suelos ácidos. Los problemas del P incluyen capacidad de absorción por parte de la planta, transporte de P al área foliar y utilización del P en el metabolismo y crecimiento de la planta. Como se sabe, el P se mueve muy poco en el suelo por lo que plantas con mayor y mas profuso sistema radicular deberían tener mayor acceso al P del suelo, que aquellas plantas con pobre sistema radicular. De igual manera, plantas con mayor capacidad para segregar enzimas hidrolíticas, ácidos orgánicos o CO<sub>2</sub> y que por lo tanto podrían incrementar la descomposición de materia orgánica, podrían también incrementar la disponibilidad de P por la planta.

## **GENETICA DE LA TOLERANCIA A SUELOS ACIDOS**

El desarrollo de germoplasma con tolerancia a suelos ácidos implica un conocimiento previo de la variabilidad genética disponible, el tipo de herencia y acción génica responsable de la tolerancia, así como disponer de las ayudas de laboratorio y acondicionamiento de campo para poder detectar diferencias genéticas entre diferentes genotipos.

El maíz es un cultivo sensible a sufrir daños cuando crece en suelos ácidos, sin embargo existen diferencias entre individuos que crecen bajo este stress (Bahía et al., 1978; Kasim et al., 1990; Miranda et al., 1984; Rhue et al., 1978). Esta observación nos da la pauta para poder identificar individuos tolerantes y aumentar cíclicamente su frecuencia en una población. El conocimiento adicional del número de genes responsables de la herencia de la tolerancia a suelos ácidos es importante para definir la metodología de mejoramiento genético a utilizar. Algunos autores (Miranda et al., 1984; Rhue et al., 1978) han reportado herencia cualitativa. Otros, en cambio, mencionan que la habilidad del maíz para rendir en suelos ácidos obedece a un tipo de herencia cuantitativa (Sawasaki and Furlani, 1987; Magnavaca et al., 1987; Lima et al., 1992 y Duque-Vargas et al., 1994). Por otro lado, Magnava et al. (1987); Naspolini et al. (1981) y Pandey et al. (1994) han reportado que la variancia para rendimiento en suelos ácidos es principalmente aditiva.

## **TRABAJOS REALIZADOS POR CIMMYT PARA BUSCAR MAICES TOLERANTES A SUELOS ACIDOS**

### **A. FORMACION DE POBLACIONES**

Inicialmente, por los años 70, el esfuerzo estuvo orientado a la formación de poblaciones de amplia base genética que sirvieran como material básico para desarrollar un sistemático programa de mejoramiento genético. Para este fin se

utilizó germoplasma del banco de CIMMYT, cultivares proporcionados por los programas nacionales y variedades desarrolladas por CIMMYT. De esta forma se establecieron, en la década de los ochenta, seis poblaciones que se vienen trabajando hasta la fecha. Estas poblaciones son:

**SA-3**            Amarillo cristalino y dentado. Incluye 104 materiales de CIMMYT, 59 de Colombia, 22 de Perú, sis de Bolivia, 14 de Brasil y un material de Tailandia (Granados, et al., 1993).

Pandey et al. (1994) describe la constitución genética de las otras cinco poblaciones de la siguiente manera:

**SA-4**            Amarillo, dentado. Incluye el siguiente germoplasma de CIMMYT: Mezcla Amarilla, Amarillo Cristalino-1, Amarillo Dentado, SA-3, Cogollero y Suwan-La Posta, además CMS-30 de Brasil y MB 123 de Colombia. SA-4 es heterótico con SA-3 y SA-5.

**SA-5**            Amarillo, cristalino. Formado por seis materiales de CIMMYT: Mezcla Amarilla, SA-3, Amarillo Dentado, Amarillo Cristalino, Cogollero y Amarillo Cristalino-2 y CMS-36 de Brasil. SA-5 es heterótica con SA-4.

**SA-6**            Blanco, dentado. Incluye cuatro materiales de CIMMYT: Tuxpeño, La Posta, Mezcla Tropical Blanca y Blanco Cristalino y Suwan-1 de Tailandia. SA-6 es heterótico con SA-7.

**SA-7**            Blanco, cristalino. Formado por cuatro materiales de CIMMYT: Tuxpeño, La Posta, Blanco Cristalino-1 y Blanco Cristalino-2 y ETO de Colombia. SA-7 es heterótico con SA-6.

**SA-8**            Blanco, cristalino y dentado. Esta población se formó tomando los granos blancos segregantes en el ciclo 3 de la selección de hermanos completos en la población SA-3.

## **B. ESTUDIOS DE HERENCIA**

Duque-Vargas et al. (1994) utilizaron el Diseño I de carolina del Norte en la población SA-3. Se evaluaron 256 familias de hermanos completos, producto de tomar 64 machos y cuatro hembras dentro de cada macho. Estas progenies se agruparon en 8 sets y fueron evaluados en 1990-91 en cuatro localidades de Colombia: Una localidad sin problemas de suelos ácidos y tres localidades con suelos ácidos. Se tuvieron dos repeticiones por localidad. En las localidades con suelos ácidos (Cuadro 1), la variancia genética aditiva ( $V_A$ ) fue similar a la variancia de dominancia ( $V_D$ ) para rendimiento de grano (0.148 vs. 0.125) y la heredabilidad ( $h^2$ ), calculada en base a medias de familias de medios hermanos, fue  $36.3 \pm 19.9\%$ . La interacción de la variancia aditiva x ambiental fue el componente

mas importante de la variancia genética para todas las características evaluadas (Rendimiento, días a la floración, altura de planta, mazorcas por planta). La magnitud de la variancia aditiva y la interacción aditiva x ambiental, así como las correlaciones genéticas aditivas entre ambientes sugieren que la selección recurrente en base a evaluación de progenies a través de localidades debería ser un método efectivo para mejorar el rendimiento de maíz en condiciones de suelos ácidos. Los resultados obtenidos en este estudio indican que la selección para rendimiento per-se es el método mas efectivo para mejorar esta característica en condiciones de suelos ácidos. La inclusión de evaluación de progenies en condiciones de suelos fértiles (sin problemas de acidez del suelo) ayudaría a mejorar el rendimiento para ambos tipos de suelo.

Borrero, et al. (1995) utilizaron el Diseño II de Carolina del Norte para estudiar la importancia relativa de la variancia genética aditiva ( $V_A$ ) y de dominancia ( $V_D$ ) y sus interacciones con el medio ambiente en la población SA-4. Se dispuso para el estudio de 160 líneas S1, las que fueron asignadas a azar a 20 sets (8 líneas/set). Dentro de cada set, cuatro líneas fueron designadas como macho y las cuatro restantes como hembras. Cada macho fue cruzado a cada hembra en el set, produciendo de esta forma 16 familias de hermanos completos. Los 20 sets, con 16 familias de hermanos completos cada uno, fueron sembrados en 1992 en ensayos con dos repeticiones en un ambiente sin problema de suelos ácidos y cuatro ambientes con suelos ácidos en Colombia y Brasil. En los suelos con problemas de acidez (Cuadro 1), la  $V_D$  fue mayor que la  $V_A$  para rendimiento (0.22 vs. 0.09;  $P < 0.01$ ) y días a la floración femenina (2.33 vs. 1.35;  $P < 0.01$ ) y menor para altura de mazorca (23.93 vs. 37.48;  $P < 0.01$ ), mazorcas planta<sup>-1</sup> (0.0013 vs. 0.0018;  $P < 0.05$ ) y pudrición de mazorca (4.86 vs. 13.68;  $P < 0.01$ ). Para ambientes con suelos ácidos, la heredabilidad, en base a medias de familias de medios hermanos, fue  $0.39 \pm 0.14$  para rendimiento,  $0.43 \pm 0.14$  para días a la floración femenina,  $0.66 \pm 0.13$  para altura de planta,  $0.47 \pm 0.14$  para mazorcas planta<sup>-1</sup> y  $0.48 \pm 0.14$  para pudrición de mazorca.

Se hizo un estudio dialélico incluyendo seis progenitores tolerantes a suelos ácidos (cultivares generados el año 1990 de SA3, SA4, SA5, SA6, SA7 y la variedad CMS-36) y dos susceptibles (Tuxpeño sequía y Pool-26). Los ocho progenitores y sus 28 cruzas fueron evaluados en siete ambientes con suelos ácidos. El rendimiento de los progenitores tolerantes fue superior al de los susceptibles (2.19 vs. 1.58 t/ha;  $P < 0.01$ ). La suma de cuadrados para el contraste Padres vs. Cruzas fue altamente significativo, indicando heterosis y efectos genéticos aditivos para rendimiento. Cruzas entre padres tolerantes (3.00 t/ha) rindieron mas que cruzas entre tolerantes x susceptibles (2.40 t/ha) o susceptible x susceptible (2.01 t/ha) indicando herencia poligénica para rendimiento. Para rendimiento, la habilidad combinatoria general fue altamente significativa mientras que la habilidad combinatoria específica no fue significativa, lo que indica que primero debería explotarse la variancia genética aditiva mediante un esquema de selección intrapoblacional, antes de iniciar un proceso de selección inter-poblacional. En base al comportamiento medio de los padres, los efectos de

habilidad combinatoria general y los niveles de heterosis observados, se debería utilizar un método de mejoramiento que explote los efectos de habilidad combinatoria general y específica para el desarrollo de cultivares superiores. Para el caso de maíces amarillos debería utilizarse un esquema de selección inter-poblacional que incluya las poblaciones 90SA3 y 90SA4 o CMS-36, para maíces blancos las poblaciones serían 90SA6 y 90SA7.

### **C. SELECCION RECURRENTE**

CIMMYT utilizó el método de selección recurrente en base a familias de medios hermanos, hermanos completos o S1 evaluadas en varias localidades (al menos cuatro en Colombia, además de otras en Brasil, Perú, Venezuela, Tailandia, Indonesia, Filipinas, cuando fue posible). La selección se realizó tanto en suelos con problemas de acidez como en suelos fértiles (sin problemas de acidez), de tal forma que los individuos seleccionados tengan la oportunidad de comportarse bien en ambos ambientes. Cruzas entre genotipos tolerantes, evaluación de las cruzas y selección de progenies superiores para la siguiente recombinación ayudado a incrementar los niveles de tolerancia a suelos ácidos en nuestras poblaciones de maíz. Como ejemplo, en la población SA-3 se obtuvo una ganancia de selección de 1.99%/ciclo utilizando el método de selección mazorca-hilera y de 13.96% utilizando hermanos completos (Cuadro 2). Seleccionando y cruzando los mejores genotipos se han desarrollado variedades con tolerancia a suelos ácidos siendo Sikuaní V-110, una variedad de libre polinización liberada en los Llanos Colombianos en 1994, el ejemplo más importante de nuestro trabajo hasta esa fecha.

**Cuadro 1. Parámetros Genéticos para rendimiento calculados en poblaciones de maíz tolerantes a suelos ácidos (SA-3 y SA-4) por medio de los diseños I y II de Carolina del Norte.**

| <b>Parámetro</b>             | <b>SA-3<br/>Diseño I</b> | <b>SA-4<br/>Diseño II</b> |
|------------------------------|--------------------------|---------------------------|
| Variación aditiva (VA)       | 0.148±0.081              | 0.090±0.033               |
| Variación de dominancia (VD) | 0.125±0.052              | 0.220±0.048               |
| (VA)/(VD)                    | 1.184                    | 0.409                     |
| Heredabilidad                | 0.363±0.199              | 0.387±0.141               |

**Cuadro 2. Rendimiento (t/ha) y ganancia por selección en cinco poblaciones de maíz con tolerancia a suelos ácidos evaluadas en suelos ácidos durante 1991-93.**

| <b>Población</b> | <b>No.<br/>Ciclos</b> | <b>Rendimiento<br/>Ciclo 0</b> | <b>Rendimiento<br/>Ultimo ciclo</b> | <b>Ganancia<br/>ciclo (%)</b> |
|------------------|-----------------------|--------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| SA-3 (MH)        | 14                    | 2.01                           | 2.45                                | 1.99                          |
| SA-3 (HC)        | 2                     | 2.22                           | 2.84                                | 13.96                         |
| SA-4             | 2                     | 2.02                           | 2.07                                | 2.36                          |
| SA-5             | 2                     | 1.94                           | 2.07                                | 0.38                          |
| SA-6             | 2                     | 1.75                           | 1.99                                | 6.81                          |
| SA-7             | 2                     | 1.85                           | 2.14                                | 10.01                         |

MH= Medios hermanos

HC= Hermanos completos

## LITERATURA CITADA

- Bahía Filho, A.F.C., G.E. Franca, G.V.E. Pitta, R. Magnavaca, J.F. Mendes, F.G.F.T.C. Bahía, and P.Perira. 1978. Avaliação de linhagens e populações de milho em condições de elevada acidez. p.51-58. In E. Paterniani (ed.) Proc. XI Annu. Brazilian Maize Sorghum Conf., Piracicaba, Brazil. 26-30 July 1976. Escola Superior de agricultura 'Luiz de Queiroz', Departamento de genética, Univ. de São Paulo, Brazil.
- Basu, A., U. Basu, and G.J. Taylor. 1994. Induction of microsomal membrane proteins in roots of an aluminium-resistant cultivar of Triticum aestivum L. under conditions of aluminium stress. *Plant Physiol.* 104:1007-1013.
- Blamey, F.P.C., D.C. Edmeades, and D.M. Wheeler. 1990. Role root cation-exchange capacity in differential aluminium tolerance of Lotus species. *J. Plant Nutr.* 13:729-744.
- Borrero, J.C., S. Pandey, H. Ceballos, R. Magnavaca, and A.F.C. Bahía Fo. 1995. Genetic variances for Tolerance to Soil Acidity in a Tropical Maize Population (in press).
- Buscher, P., N. Koedam, and D. Van Speybroeck. 1990. Cation exchange properties and adaptation to soil acidity in bryophytes. *New Phytol.* 115:177-186.
- Cakmak, I., and W.J. Horst. 1991. Effect of aluminium on net efflux of nitrate and potassium from root tips of soybean (Glycine Max L.). *J. Plant Physiol.* 138:400-403.
- Delhaize, E., P.R. Ryan, and P.J. Randall. 1993. Aluminium tolerance in wheat (Triticum aestivum L.) II. Aluminium-stimulated excretion of malic from root apices. *Plant Physiol.* 103:695-702.
- Duque-Vargas J., S. Pandey, G. Granados, H.Ceballos, and E. Knapp. 1994. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sci.* 34:50-54.
- Foyd, C.D. 1988. Plant adaptation to acid, aluminium-toxic soils. *Soil Sci. Plant Anal.* 19:959-987.
- Grauer, U.E., and W.J. Horst. 1992. Modelling cation amelioration of aluminium phytotoxicity. *Soil Sci. Soc. Am.J.* 56:166-172.
- Granados, G., S. Pandey, and H. Ceballos. 1993. Response to selection for tolerance to acid soils in a tropical maize population. *Crop Sci.* 33:936-940.

- Horst, W.J. 1994. Physiology of aluminium toxicity and tolerance in higher plants. Genetics and molecular biology of plant nutrition. Fifth International Symposium, Davis, California, USA.
- Horst, W.J., C.J. Asher, J. Cakmak, P. Szulkiewicz, and A.H. Wissemeier. 1992. Short-term responses on soybean roots to aluminium. *J. Plant Physiol.* 140:174-178.
- Horst, W.J., A. Wagner, and H. Marschner. 1982. Mucilage protects root meristems from aluminium injury. *Z. Pflanzenphysiol.* 105:435-444.
- Kasim, F., W.L. Haag, and C.E. Wassom. 1990. Genotypic response of corn to aluminium stress. II. Field performance of corn varieties in acid soils and its relationship with performance at seedling stage. *Indonesian J. Crop Sci.* 5:53-65.
- Kinraide, T.B., P.R. Ryan, and L.V. Kochian. 1992. Interactive effects of  $Al^{3+}$ ,  $H^+$ , and other cations on root elongation considered in terms of cell-surface electrical potential. *Plant Physiol.* 99:1461-1468.
- Lima, M., P.R. Furlani, and J.B. Miranda. 1992. Divergent selection for aluminium tolerance in a maize (*Zea mays* L.) population. *Maydica* 37:123-132.
- Lluganyí, M., N. Massot, A. Wissemeier, Ch. Poschenrieder, W.J. Horst, and J. Barcelo. 1994. Aluminium tolerance of maize cultivars as assessed by callose production and root elongation. *Z. Pflanzenernahr.* (in press).
- Magnavaca, R., C.O. Gardner, and R.B. Clark. 1987. Inheritance of aluminium tolerance in maize. p. 201-212. In H.W. Gabelman and B.C. Loughman (ed.) Genetic aspects of plant mineral nutrition. Martinus Nijhoff Publis., Dordrecht, The Netherlands.
- Miranda, L.T., P.R. Furlani, L.E.C. Miranda, and E. Sawasaki. 1984. Genetics of environmental resistance and super genes: latent aluminium tolerance. *Maize Genet. Coop. Newsl.* 58:46-48.
- Naspolini, V.V.A. Fo., A.F.C. Bahía Fo., R.T. Viana, E.E.G. Gama, C.A. Vasconcellos, and R. magnavaca. 1981. Comportamento de linhagens e de híbridos simples de milho (*Zea mays* L.) em solos sob vegetação de Cerrado. *Ciencia e Cultura* 33:722-727.
- Pandey, S., H. Ceballos, and G. Granados. 1994. Development of soil acidity tolerant maize cultivars for the tropics. 15<sup>th</sup> World Congress of Soil science. Acapulco, México. pp. 579-592.

- Pandey, S., H. Ceballos, R. Magnavaca, A.F.C. Bahía Fo., J. Duque-Vargas, and L.E. Vinasco. 1994. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sci.* 34:1511-1514.
- Pellet D.M., D.L. Grunes, and L.V. Kochian. 1994. Organic acid exudation as an Aluminium Tolerance Mechanism in Maize (*Zea mays* L.) (in press).
- Reid, A., G.D. Jones, W.H. Arminger, C.D. Foy, E.J. Koch, and T.M. Starling. 1969. Differential aluminium tolerance of winter barley varieties and selection in associated greenhouse and field experiments. *Agron. J.* 61:218-222.
- Rengel, Z. 1992. Role of calcium in aluminium toxicity. *New Phytologist* 121:499-513.
- Rhue, R.D., C.O. Grogan, E.W. Stockmeyer, and H.L. Everett. 1978. Genetic control of aluminium tolerance in corn. *Crop Sci.* 18:1063-1067.
- Rincón M., and R.A. Gonzales. 1992. Aluminium partitioning in intact roots of aluminium tolerant and aluminium-sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Plant Physiol.* 99:1021-1028.
- Sasaki, M., M. Kassai, Y. Yamamoto, and H. Marsumoto. 1992. Root elongation and ion flux of wheat varieties differing in aluminium tolerance. In: *Plant cell walls as biopolymers with physiological functions*. Yamada Science Foundation, Osaka, 401-403.
- Sawasaki, E., and P.R. Furlani. 1987. Genética da tolerância ao alumínio em linhagens de milho cateto. *Bragantia* 46:269-278.
- Schreiner, K.A., J. Hoddinott, and G.J. Taylor. 1994. Aluminium -induced deposition of (1,3)-B-glucans (callose) in *Triticum aestivum* L. *Plant and Soil* 162:273-280.
- Taylor, G.J. 1994. Overcoming barriers to understanding the cellular basis of aluminium resistance. *Plant and Soil* (in press).
- Wagatsuma, T., and R. Akiba. 1989. Low surface negativity of root protoplast from aluminium-tolerant plant species. *Soil Sci. Plant Nutr.* 35:443-452.
- Wissemeier, A.H., F. Klotz, and W.J. Horst. 1987. Aluminium induced callose synthesise in roots of soybean (*Glicine max* L.). *J. Plant Physiol.* 129:487-492.